(Aus dem Zoologischen Garten Berlin. Direktor: Dr. H. G. Klös)

Formverändernde Strukturen am Halse der männlichen Großtrappe (Otis tarda L.)

Von WOLFGANG GEWALT

Die morphologischen Strukturen, die der Gestalt und dem Gestaltswandel des Halses erwachsener Großtrappenhähne zugrunde liegen, haben seit längerer Zeit und von verschiedenen Seiten her Beachtung gefunden. Im Vordergrund des Interesses stand dabei der auffällige, rasch erfolgende Formwechsel beim Einnehmen der Balzstellung. Nach der heute nur mehr aus historischer Rücksicht erwähnenswerten Annahme, daß die Großtrappe ein Wasserreservoir, einen "Wassersack" im Halse trage (s. z. B. Oken [1837]: "... der schuhlange Sack... hält 7 Pfund Wasser", das das Männchen "den verfolgenden Tieren ins Gesicht" spritzt [!]) haben bald nach Mitte des vorigen Jahrhunderts vor allem englische Autoren wie Newton, Cullen, Floweru. a. den im Halse des erwachsenen Männchens von Otis tarda vorhandenen Hautbeutel als Luftsack erkannt und seine Funktion im Rahmen des Balzgeschehens diskutiert.

Heute ist allgemein geläufig, daß der Hals des reifen Trappenhahnes bei Einnehmen der Balzstellung mittels des Luftsackes zu einem "Ballon" von etwa 25 cm Durchmesser aufgebläht wird. Nachdem schon Georg E. F. Schulz, Moody u.a. entsprechende Beobachtungen hierzu veröffentlicht hatten, war es vor allem die Arbeit von H. Siewert (1939), die uns hierüber gründlich und anschaulich unterrichtet hat. Wir haben den Halsbeutel — einen bindegewebigen Hautsack, der bei alten Trappenmännchen zwischen 20 und 30 cm lang wird — als eine Ausstülpung des Mundhöhlenbodens aufzufassen; seinen Zugang erhält er durch einen unter der Zunge gelegenen Spalt, durch den zum Einnehmen der Balzpose bei geschlossenem Schnabel etwa 5 Stöße ausgeatmeter Luft eingepreßt werden. Voll aufgeblasen vergrößert er den Hals, an dessen vorderer Innenseite er lose in Bindegewebe eingebettet dicht unter der Haut liegt, etwa zum Umfang eines Kinderluftballons — ein sehr auffälliger Effekt. Überhaupt ist die Balz von Otis tarda, wie Siewert betont, eine ganz aufs Optische abgestellte Schaubalz, und es scheint nicht berechtigt, mit Niethammer (1940) davon zu sprechen, daß der Kehlsack "als Resonanzboden dient". Im Gegensatz zu verschiedenen afrikanischen Trappenarten spielt Lauterzeugung bei der balzenden Otis tarda keine Rolle.

Die erwähnte eindrucksvolle Aufblähung des Halses beim balzenden Großtrappenhahn wird nicht durch Füllung des Luftsackes allein bewirkt, sondern hierzu treten weitere Elemente. Die wichtigste Rolle spielt ein bestimmter, sehr dehnbarer oberer Abschnitt des Osophagus, der ebenfalls mit ausgeatmeter Luft vollgepumpt wird und seinerseits dazu bei-

¹⁾ Vortrag, gehalten auf der Jahresversammlung der DOG 1964 in Berlin.

trägt, den Hals auseinanderzutreiben. Die Balzfiguren afrikanischer Trappen, wie sie von Hoesch (1938) und Niethammer (1940) beschrieben worden sind, sicher auch die der Eupodotis australis (Minchin 1931) oder der indischen Choriotis nigriceps (Dhamarkumarsinhji 1961) gehen hauptsächlich auf solche pneumatischen Osophaguserweiterungen zurück, wobei die betreffenden Schlundabschnitte durch zipflige Anhänge o. ä. besonders ausgestaltet sein können. Es ist dies jedoch kein trappenspezifisches Prinzip, sondern wir finden Ähnliches — oft noch mit Beteiligung eines anhängenden Kropfes und unter größerer Betonung des resonanzgebenden bzw. tonverstärkenden Effekts gegenüber der optischen Wirkung — in ganz verschiedenen Vogelordnungen; z. B. bei Struthio, Botaurus, Columba, vielleicht auch bei Pyroderus u. a.

Neben Kehlsack und pneumatischem Abschnitt des Osophagus haben Garrod (1874), Siewert (1939) und vor allem Niethammer (1937) schließlich noch eine dritte Struktur dargestellt, die an der Erzeugung des "Ballonhalses" des balzenden Großtrappenhahns beteiligt ist; sie wurde als "Balzkropf" oder richtiger als "Luftsack des Osophagus" in die Literatur eingeführt. Es handelt sich um einen relativ kleinen, rundlichen, gestielten Anhang des Schlundes, der nicht wie ein "echter" Kropt (Ingluvies) im Dienste der Nahrungsaufnahme, -speicherung oder des Nahrungsaufschlusses steht, sondern der nur dazu bestimmt scheint, gleich dem Kehlsack eingepreßte Luft aufzunehmen und zur optischen Volumenvergrößerung beizutragen. Man hat sich also vorzustellen, daß drei ± deutlich voneinander isolierte pneumatische Elemente — der eiförmige Kehlsack, ein spindelbis walzenförmiger Osophagusabschnitt und der kugelige "Balzkropf" — zusammenwirken, um den einheitlich runden Balzhals von Otis tarda zu erzeugen (Abb. 1).

Der erwähnte "Balzkropf" gibt mancherlei Rätsel auf, und ich persönlich muß bezweifeln, daß er obligatorisch zur "Ausstattung" eines balzreifen Großtrappenhahns gehört. Die Weibchen der Großtrappen haben bekanntlich keinerlei Kropfbildungen, so daß man an sich Niethammer (1937) zustimmen möchte, in dem sich erst spät herausdifferenzierenden "Balzkropf" der Männchen ein sekundäres Geschlechtsmerkmal zu sehen; gerade die Frage des Termins der Herausdifferenzierung erscheint aber noch wenig geklärt. Garrod fand bei einem jungen Hahn nicht näher ermittelten Alters keine Andeutung eines solchen Kropfes, und das gleiche negative Ergebnis hatte Nieihammers Untersuchung eines 2 Monate alten Männchens. Damit wird die von Niethammer an gleicher Stelle spekulativ geäußerte Annahme, daß eine Beobachtung Heinroths (1928) über das plötzliche Auftreten von Schluckbeschwerden und starkem Speicheln bei einem handaufgezogenen Trapphahn im Alter von 10 Wochen mit der Herausdifferenzierung des "Balzkropfes" in Zusammenhang stehen könnte, offenbar hinfällig. — Wie ich gefunden habe, tritt ein Stadium vorübergehender Schluckbeschwerden mit Speichelfluß auch bei vielen Trap-

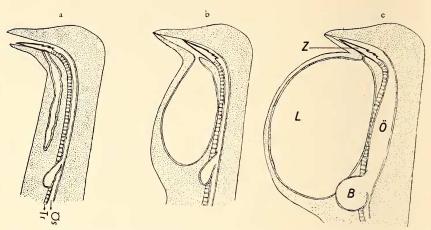


Abb. 1. Bau und Funktion von Kehlsack, Osophagus und "Balzkropf", schematisiert,
 a) Die Zunge (Z) liegt auf dem Mündungsspalt des noch ungefüllten, schlaffen Kehlsackes (L).

b) Die Zunge ist angehoben, die bei geschlossenem Schnabel ausgeatmete Luft tritt in den Kehlsack über.

c) Die Zunge liegt wieder auf dem Mündungsspalt des prallgefüllten Kehlsackes; durch Luftschlucken bzw. -einpressen sind auch der obere Abschnitt des Osophagus (O) und der — nicht bei jedem Individuum nachweisbare — "Balzkropf" aufgebläht.

(Nach Gewalt 1959)

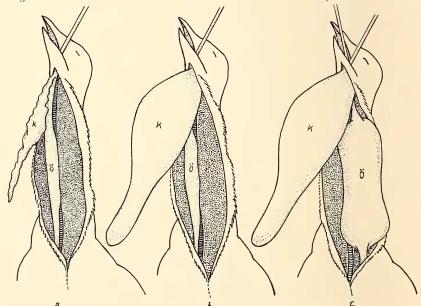


Abb. 2. Frischpräparat eines 5 Jahre, 3 Monate alten Trapphahns, eingegangen September 1959. Durch eingeführte Röhrchen werden der "kaulquappenförmige" Kehlsack (K) und ein zylindrischer, dehnbarer Abschnitt des Osophagus (O) aufgeblasen; ein "Balzkropf" ist nicht vorhanden.

(Zeichnung nach Schmalfilmaufnahmen von Gewalt)

penweibchen zwischen dem 2. und 3. Lebensmonat auf, ohne daß hierfür anatomische oder sonstige Ursachen erkennbar sind.

Zwei 1jährige und ein 2jähriger Trapphahn, die ich seziert habe, besaßen keinerlei Anlagen von "Balzkröpfen", und überraschenderweise fehlte ein solcher auch bei einem über 5jährigen (!) Hahn, den ich im Spätsommer 1959 untersuchte, nachdem er zuvor ausgiebig eine ausgereifte Vollbalz mit völlig rund aufgeblasenem Hals gezeigt hatte (Abb. 2). Necas und Hanzl (1956) haben in ihrer beachtenswerten Arbeit über Otis tarda den "Balzkropf" ebenfalls nicht dargestellt.

Selbstverständlich steht außer Frage, daß es die u. a. auch von Nietzsch bei Naumann (1905) erwähnten Balzkröpfe tatsächlich gibt bzw. geben kann: Niethammer hat seiner Arbeit eine entsprechende Skizze angefügt, die nach einem im Frühjahr 1937 erlegten Hahn nicht genannten, aber wohl jagdbaren Alters gefertigt wurde, und noch anschaulicher zeigt das der Siewertschen Arbeit beigegebene Foto des Frischpräparates eines barttragenden, also ± zur Fortpflanzungszeit untersuchten Trapphahns einen deutlichen "Balzkropf". Der abgebildete Vogel ist aber nicht stärker, sondern eher jünger als das von mir 1959 untersuchte Männchen, und damit bleibt als Fazit, daß der "Balzkropf" bei der männlichen Großtrappe offenbar nicht ständig und möglicherweise auch nicht bei allen Individuen vorhanden ist, wobei wir über die näheren Zusammenhänge nichts wissen.

Uber den eingangs erwähnten Luftsack oder Kehlsack sind wir besser informiert. Seine Entwicklung kann man auch am lebenden Tier einigermaßen sicher verfolgen, indem man beobachtet, in welchem Alter erst-



Abb. 3. "Vorbalzpose" eines 1954 geschlüpften Trapphahns in der Balzzeit 1955. Hals nicht aufgebläht, Schulterfittiche und zusammengelegter Schwanz hochgestellt. (Foto Gewalt)

mals ein — wenn auch nur schwaches — Aufblasen der betr. Halsregion erfolgt und insbesondere wann sich der Mundhöhlenspalt unter der Zunge abzuzeichnen beginnt. Da zahme Trapphähne die Angewohnheit haben, den Pfleger mit weit aufgerissenem Schnabel und herausgesperrter Zunge anzudrohen (s. Gewalt 1959), läßt sich die Anatomie des Rachenraumes ohne Schwierigkeiten in Augenschein nehmen. Bei Verfolgung der Entwicklung verschiedener handaufgezogener Großtrappen habe ich gefunden, daß in der ersten auf das Schlüpfen folgenden Brutsaison offenbar keine Anlagen von Halsbeutel oder Mundhöhlenspalt vorhanden sind. Einjährige Trapphähne können zwar schon eine einfache "Vorbalzpose" einnehmen, deren Charakteristika ein aufrecht gestellter (nicht vornüber auf den Rücken geklappter!) Schwanz, aufrecht gestellte Schulterfittiche und bogig hängende Flügel sind und die daher den verbreiteten fehlerhaften Darstellungen der Trappenbalz ähneln; ein Aufblähen der Kehlregion vom Mundhöhlenboden aus fehlt jedoch. Die gleiche Art von "Vorbalzpose" zeigen übrigens manche Hennen. - In der zweiten auf das Schlüpfen folgenden Brutsaison, also beim Übergang vom vollendeten zweiten zum dritten Lebensjahr, ist schon ein - wenn auch noch relativ kleiner - Luftsack in Funktion. Damit wird die Balzfigur des freilich noch immer nicht geschlechtsreifen Männchens vollständiger, wenn sie vom Bilde echter



Abb. 4. Der gleiche Vogel in der Balzperiode 1956; Schwanzstellung noch senkrecht, Hals geringfügig aufgebläht. (Foto Gewalt)



Abb. 5a. Der gleiche Vogel in der Balzperiode 1957; zu beachten das eckige Vorderhals-Profil.



Abb. 5b. Balzperiode 1957. Hals längsoval aufgebläht, Schwanz schräg nach vorn geklappt; die Schulterfittiche treten nicht mehr in Erscheinung. (Foto Gewalt)

Vollbalz auch nach wie vor weit entfernt bleibt. Bei den mit sichtbar großer Mühe und gegen einen elastischen Widerstand erfolgenden ersten Aufblasversuchen resultiert für gewöhnlich ein charakteristischer, eckiger Vorsprung der Halsvorderseite. Erst beim Übergang vom dritten zum vierten Lebensjahr wird der Hals ei- bis kugelförmig aufgeblasen, läßt dabei erstmals deutlich die charakteristischen Seitenstreifen nackter, blauer Haut hervortreten und entspricht nun in etwa dem Bild wirklicher "Vollbalz".

Diese Entwicklung geht parallel mit dem Auftreten der ersten Bartfedern, also eines Merkmals, das sich am lebenden Vogel leicht erkennen läßt und das gestattet, über Alter und Reifezustand des betr. Tieres ziemlich sichere Angaben zu machen (vgl. Abb. 9). Abb. 9 zeigt zunächst den einfachen Tatbestand, daß der Hals bei der männlichen Großtrappe mit fortschreitendem Lebensalter immer dicker wird und das Profil des Vogels in typischer Weise verändert. Die — 1959 veröffentlichte — Darstellung betraf den Vergleich verschiedener Altersstufen zu jeweils der gleichen Jahreszeit, und zwar der Balzperiode; sie kann heute dahin ergänzt werden, daß die "Halsdicken-Skala", wie sie etwa zwischen einem ein- und einem siebenjährigen Trapphahn besteht, in verkürzter Form vom gleich en, vollerwachsenen Individuum im Laufe weniger Monate durchlaufen wird; vereinfachend kann gesagt werden, daß auch ein alter Großtrappenhahn im Winterhalbjahr bzw. außerhalb der Balzperiode so dünn-



Abb. 6. Der gleiche Vogel in der Balzperiode 1958; auf dem geblähten Hals ist der Seitenstreifen nackter Haut deutlich sichtbar, der hochgesträubte "Bart" verdeckt den Schnabel; die Spitzen der Schwanzfedern sind hinter dem Kopf sichtbar, liegen also noch nicht ganz dem Rücken auf. (Foto Gewalt)



Abb. 7. Der gleiche Vogel in der Balzperiode 1959; der Hals ist rund aufgeblasen (die abnorme Breite des nackten Seitenstreifens beruht auf einer Mauserunregelmäßigkeit!), die Spitzen der Schwanzfedern berühren den Rücken. (Foto Gewalt)

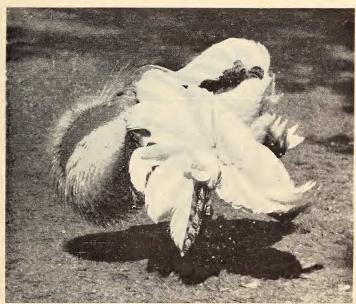


Abb. 8. Ein etwa 8jähriger Großtrappenhahn vollbalzend im Zoo Berlin.

halsig aussieht wie der in Abb. 9 links unter a) gezeigte einjährige Vogel, in der Zeit von Ende März bis Ende Juni dagegen — also nur rd. ¹/₄ Jahr lang — dickhalsig wie der unter c) dargestellte Vogel rechts (vgl. Abb. 10).

Natürlich drängt sich bei diesem Befund die früher viel diskutierte Frage auf, ob der Kehlsack sporadisch — also etwa außerhalb der Balzzeit — zurückgebildet werde. Diese Frage wird heute allgemein verneint,

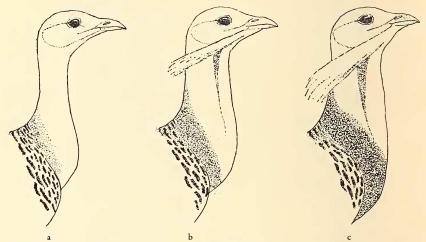


Abb. 9. Bart-, Halsband- und Halsumfangsentwicklung des Großtrappenhahns in verschiedenen Altersstufen (Zustand jeweils in der Balzperiode).

a) 1—2 Jahre alt b) 3—6 Jahre alt c) über 6 Jahre alt (Nach Gewalt 1959)



Abb. 10. Vierjähriger Trapphahn im Spätsommer nach der Balz; der "Bart" ist bereits weitgehend abgeworfen, der Hals zu juvenil-dürftigem Umfang zusammengeschrumpft.

(Foto Gewalt)

denn schon ein Beitrag Kleinschmidtsim Naumannschen Werk (zit. bei Siewert 1939) zeigt, daß ein am 23. November erlegter, wohl 4jähriger Hahn einen langen Luftsack besaß. Auch der erwähnte, nach der Balzperiode 1959 von mir sezierte, über 5 Jahre alte Hahn wies einen wohlausgebildeten Kehlsack auf, und ich sah solche in wohl voller Länge auch bei mehreren im Winter in freier Wildbahn verendeten alten Trapphähnen.

Trotzdem findet in der Strukturierung des Halses beim erwachsenen Männchen von Otis tarda alljährlich ein bedeutsamer Wandel statt, der zwar hypothetisch schon einmal kurz erwähnt wurde (G e w alt 1959, p. 69), erst jetzt aber genauer verfolgt werden konnte: wenn sich nämlich auch der Kehlsack selbst nach der Balz nicht zurückbildet, so erfährt doch das ihn umgebende Bindegewebe zu Beginn und Ende der Balzzeit sehr auffällige Umwandlungen. Diese Umwandlungen bestehen allem Anschein nach darin, daß das betr. Gewebe bei Aufgang der Balzzeit durch Zellvergrößerung, -vermehrung oder -diffusion schwammig-gallertig auftreibt, bei Balzende dagegen rasch wieder zusammenschrumpft. Dies bewirkt, daß der Luftsack in den ersten Balztagen — obwohl selbst voll entwickelt — zunächst noch nicht richtig aufgeblasen werden kann, denn die "Auflockerung" des umgebenden Halsgefüges durch die erwähnte Veränderung der Gewebsstruktur ist hierfür Voraussetzung.

Man kann regelmäßig beobachten (z. B. auch in jedem Frühjahr bei einem inzwischen ca. 9 Jahre alt gewordenen Hahn im Zoologischen Garten Berlin), daß die Vögel bei Beginn der Balzzeit stets sehr angestrengt Luft in den Kehlsack zu pressen versuchen, gegen den "Gegendruck" des noch zu festen Materials jedoch nicht ankommen; erst nach einigen Tagen, wenn der Hals zu dem der betr. Altersstufe gemäßen Umfang angeschwollen ist und die charakteristische schwammig-weiche, gummiartige Konsistenz angenommen hat, spielt sich die Luftfüllung der verschiedenen pneumatischen Elemente ein und verläuft mühelos.

Für Otis tetrax wird das Aufschwellen der Halshaut zu einer "schwammigen" Masse während der Balzzeit in Niethammers Handbuch (1942) ausdrücklich erwähnt. Bei Otis tarda, wo Ähnliches in noch auffälligerer Weise und mit viel weiterreichender Wirkung geschieht, hat es jedoch bisher kaum die gebotene Beachtung gefunden. Lediglich in alten Kochbüchern (!) findet sich gelegentlich der Hinweis, daß der Hals von Großtrappenhähnen im Frühjahr ungenießbar sei, da er "aus lauter Gallerte" bestehe.

Bei Betrachtung der Dickhalsigkeit darf man sich nicht davon täuschen lassen, daß Trapphähne in Balzstimmung häufig mit teilweise aufgeblasenem Hals umherlaufen, was dann leicht den Eindruck besonderer Umfänglichkeit hervorruft. Zuverlässige Ermittlungen lassen sich an gefangenen Tieren anstellen, die während der Balzzeit alles andere als ängstlich sind und deren Hals man mit beiden Händen zusammendrückt und luftleer

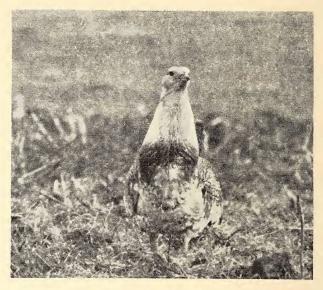


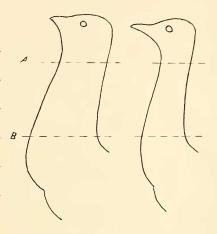


Abb. 11a, 11b. Märkische Großtrappenhähne in freier Wildbahn mit nicht luftgefüllten, allein durch Veränderungen der Gewebsstruktur massig-dick wirkenden Hälsen. (Aufnahmen a. d. Monat Mai.) (Foto Gewalt)

macht; man kann dann feststellen, daß das Volumen trotzdem beachtlich bleibt und daß die Konsistenz unverwechselbar gummiartig-schwammig ist. — Bei einem 1959 ca. 3jährig aus Ungarn importierten Großtrappenhahn des Berliner Zoologischen Gartens habe ich in dieser Weise jährlich

zweimal — in der Balzperiode (Mai) und in der Ruheperiode (Oktober) — den Halsumfang an zwei Meßstellen mit dem Bandmaß abgenommen und bis heute folgende Ergebnisse erhalten:

	Balzzeit (Mai):	Ruhezeit (Oktober):
Jahr:		· · · · · ·
1959		18 cm ¹)
		22 cm²)
1960	25 cm	18 cm
	30 cm	24 cm
1961	27 cm	19 cm
	34 cm	24 cm
1962	30 cm	19 cm
	36 cm	24 cm
1963	31 cm	20 cm
	38 cm	25 cm
1964	31 cm	20 cm
	43 cm	26 cm
1965	32 cm	19 cm
1000	43 cm	25 cm



- 1) Halsumfang an der Meßstelle A
- ²) Halsumfang an der Meßstelle B



Abb. 12. Ca. 9jähriger Trapphahn im Zoo Berlin, aufgenommen vor Einnahme der ersten Vollbalzposen der Balzperiode 1965; schon jetzt zeigt sich der — nicht luftgetüllte — Hals beim ruhenden Tier oval-sackförmig verdickt. (Foto Gewalt)

Die Zusammenstellung zeigt, daß sich die Maße des "Ruhe-Halses" von Jahr zu Jahr nur geringfügig ändern, während der Umfang des "Balz-Halses", besonders an der Basis, mit dem Reif- und Altwerden des Hahns \pm regelmäßig zunimmt. Die Unterschiede zwischen "Ruhe-Hals" und "Balz-Hals" an den gleichen Meßstellen erreichen etwa das Verhältnis von 1:1,7.

Selbstverständlich wäre es wünschenswert, diese Befunde durch eine histologische Untersuchung zu untermauern, doch hat es hierfür — vom Tiergärtner aus gesehen: erfreulicherweise! — bisher an Material gefehlt. Auch an dieser Stelle sei daher die herzliche Bitte um Überlassung von frischen oder fixierten Bindegewebsproben des Halses, besser noch um die leihweise Zurverfügungstellung ganzer Kadaver erwachsener Männchen von Otis tarda an alle Fachkollegen gerichtet, die hierzu Zugang haben.

Literatur

- Cullen, W. (1865): On the Gular pouch of the Male Bustard (Otis tarda.) Ibis, p. 143.
- Dharmakumarsinhji, R. (1962): Display, Posturing and Behaviour of the Great Indian Bustard (*Choriotis nigriceps* Vig.). II. All-India Congress of Zoology, Section 7.
- Flower, W. (1865): On the Gular pouch of the Great Bustard. Proc. Zool. Soc. London, p. 747.
- Garrod, A. (1874): On the "Showing-off" of the Australian Bustard (Eupodotis australis). Proc. Zool. Soc. London, p. 471—473.
- Gewalt, W. (1959): Die Großtrappe. Wittenberg.
- Heinroth, O. u. M. (1928): Die Vögel Mitteleuropas III; Berlin.
- Hoesch, W. (1938): Zur Balz von Choriotis kori. Orn. Mber. 46, p. 110—111.
- Minchin, R. (1931): The "Showing-off" of Australian Bustards. Avicult. Mag. 4th Series, Vol. IX/1.
- Moody, A. (1932): Water-Fowl and Game-Birds in captivity. London.
- Naumann, F. (1897—1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas (= Neuer Naumann). Gera.
- Neças, J., und Hanzl, R. (1956): Roszirenie a bionomia Dropa velkého Eurosibirskeho Otis t. tarda Linn. Sbornik Trnave 2.
- Newton, A. (1862): On the supposed Gular pouch of the Male Bustard (Otis tarda). Ibis, p. 107.
- Niethammer, G. (1937): Über den Kropf der männlichen Großtrappe. Orn. Mber. 45, p. 189—192.
- (1940): Beobachtungen über die Balz und Untersuchungen über den Oesophagus südafrikanischer Trappen. — Orn. Mber. 48, p. 29—33.
- (1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde III. Leipzig.
- Oken, L. (1837): Allgemeine Naturgeschichte VII. Stuttgart.
- Schulz, G.E.F. (1927): Über die Balzstellung der Großtrappe (Otist. tarda L.). Beitr. Fortpfl. Vögel 3, p. 73—76.
- Siewert, H. (1939): Die Balz des Großtrappen. Z. Jagdkd. 1.
- Stresemann, E. (1927/28): Aves. In: Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zoologie VII, Berlin u. Leipzig.